

УДК 581.144

БИОГЕНЕЗ РАСТИТЕЛЬНЫХ ВОЛОКОН¹

© 2007 г. Т. Е. Чернова, Т. А. Горшкова

Казанский институт биохимии и биофизики Казанского НЦ РАН
420111 Казань, а/я 30

E-mail: gorshkova@mail.knc.ru

Поступила в редакцию 20.04.06 г.

Окончательный вариант получен 29.06.06 г.

Волокно (в терминологии биологии растений) – индивидуальная клетка, основными характеристиками которой являются веретеновидная форма, длина до нескольких сантиметров, мощно развитая вторичная клеточная стенка и механическая функция в качестве основной. В обзоре обобщены различные, подчас противоречивые, точки зрения о продолжительности, разграниченности и механизмах осуществления отдельных стадий биогенеза волокон. Рассматриваются инициация, координированный и интрузивный рост, а также формирование вторичной клеточной стенки, в том числе ее желатинозных слоев, и старение. Проанализирован биогенез волокон, онтогенетически связанных с различными тканями, приводятся данные о маркерных признаках отдельных стадий формирования этих клеток. Исследования, обобщенные в обзоре, позволят не только глубже понять процессы развития клеток со столь уникальными характеристиками, как у растительных волокон, но и осмыслить механизмы роста для существенно большего числа типов клеток, у которых отдельные стадии биогенеза трудно вычленишь столь четко, как у волокон склеренхимы.

Ключевые слова: волокна склеренхимы, интрузивный рост, апикальный рост, диффузный рост, клеточная стенка, желатинозные волокна, *Arabidopsis thaliana*.

Волокно в понимании биологии растений – индивидуальная клетка, основными характеристиками которой являются: веретеновидная форма, длина до нескольких сантиметров и мощно развитая вторичная клеточная стенка (Эзау, 1980; Fahn, 1990; van Dam, Gorshkova, 2003). Волокна – структурно-функциональный элемент склеренхимы – механической ткани, придающей растительному органу прочность и упругость. Помимо биологической науки термин “растительное волокно” используется в технической индустрии, где под ним понимается совокупность волокон – волокнистый пучок – зачастую вместе с окружающими клетками, относящимися к другим растительным тканям. Так, листовые волокна однодольных обычно включают проводящие элементы (Эзау, 1980). Отдельные клетки склеренхимы в технической терминологии именуют “элементарными волокнами” или “волоконцами” (Раздорский, 1949). Кроме того, в научную литературу прочно вошло употребление термина “волокно” по отношению к анатомическим структурам, которые вообще не относятся к волокнам. Например, “волокно” хлопчатника представляет собой трихому – вырост эпидермальной клетки семени, а “волокно”

капока – это трихома семенной кожуры. Мы используем термин “волокно” в биологическом понимании, т.е. как отдельную клетку, относящуюся к склеренхиме и обладающую рядом специфических признаков.

Уникальные морфологические характеристики волокон, в первую очередь их исключительная для растительных клеток длина, предполагают наличие особенностей развития. Биогенез растительных волокон сравнивают иногда с развитием аксонов и дендритов животных (Lev-Yadun, 2001), имея в виду характерно высокий коэффициент прозенхимности (отношение длины клетки к ее ширине) волокон – от 150 до 2000, однако а priori ясно, что механизмы роста растительных клеток должны быть существенно иными уже в силу наличия клеточной стенки.

Известно, что за период биогенеза волокна проходят все стадии, характерные для большинства растительных клеток: инициацию, рост клетки растяжением, дифференцировку, старение и смерть (Эзау, 1980; Fahn 1990; Лотова, 2001; van Dam, Gorshkova, 2003). Однако при общем согласии относительно хода биогенеза волокон в целом существуют различные, подчас противоречивые, точки зрения о продолжительности, разграниченности и механизмах осуществления отдельных стадий, которые рассматриваются ниже.

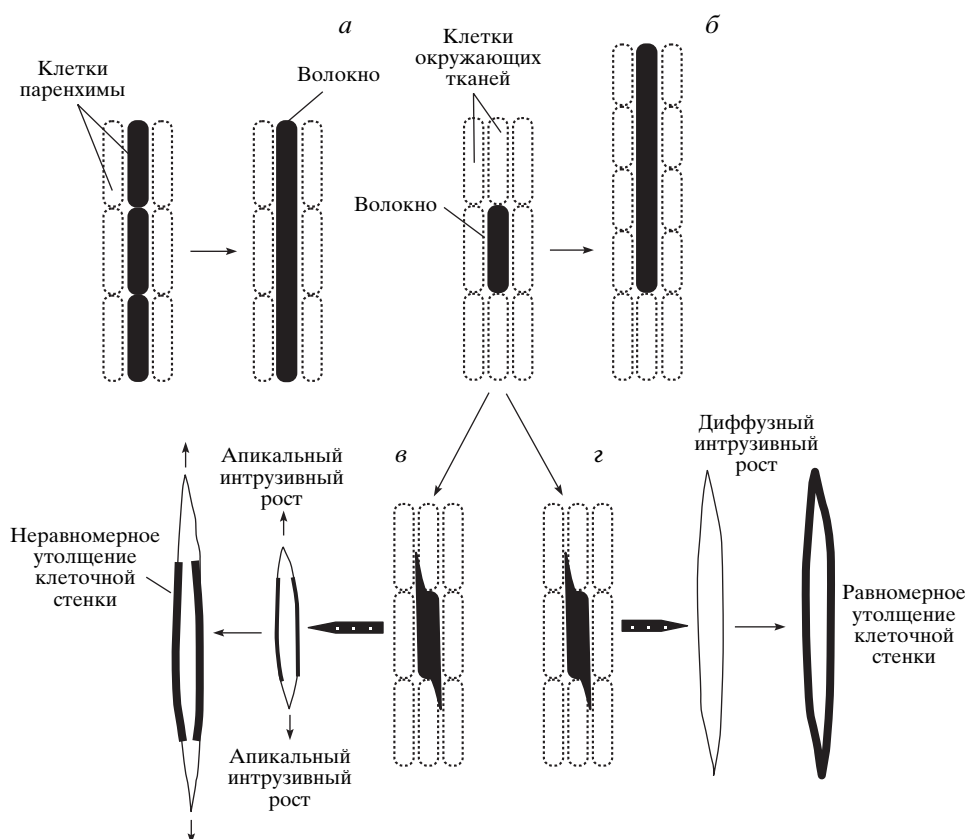
¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48906, 06-04-48853, 06-04-81049) и Программой Президиума РАН “Молекулярная и клеточная биология”.

ИНИЦИАЦИЯ ВОЛОКОН

Ранние исследователи считали, как отмечал Андерсон (Anderson, 1927), что волокна образуются в результате слияния ряда паренхимных клеток и растворения перегородок между ними (рисунок, *a*). В пользу своей гипотезы в качестве доказательства они приводили многоядерность волокон. Впоследствии на примере *Linum usitatissimum* (Anderson, 1927; Esau, 1943), *Boehmeria nivea* (Kundu, Sen, 1960) и *Cannabis sativa* (Дьяконов, 1927) было установлено, что первичные и вторичные волокна формируются в результате деятельности первичной и вторичной меристемы соответственно. Но природа первичной меристемы, формирующей первичные волокна, некоторое время представляла предмет дискуссий.

Основной проблемой в исследовании процессов инициации волокон является сложность их идентификации на ранних стадиях развития. Особенно это касается производных камбия. Неясно, на каком этапе паренхимоподобные клетки, возникающие из меристемы, становятся детерминированными волокнами, тем более что веретеновид-

ные инициалы камбия сами являются вытянутыми клетками. Первичные волокна идентифицируются легче благодаря их характерному расположению и удлиненной форме, выделяющейся на фоне шаровидных клеток окружающей паренхимы. В стебле льна первичные флоэмные волокна хорошо идентифицируются на продольных срезах на уровне четвертого–пятого листового примордия, т.е. на расстоянии примерно 0.1 мм от апекса (Ageeva et al., 2005). Однако при анализе поперечных срезов многие авторы отмечают волокна только тогда, когда у них появляется утолщенная клеточная стенка (Aloni, 1979). Для клеток с первичной клеточной стенкой либо используется термин “инициалы волокон”, либо их вообще не идентифицируют. Такие ошибки встречаются и в современных исследованиях: отмечено (Lev-Yadun et al., 2005), что при описании мутантов *Arabidopsis thaliana* (Zhong et al., 1997, 2001) были неправильно идентифицированы нарушенные стадии формирования волокон. Наглядным примером подобных проблем является описание дифференцировки первичных (!) волокон в зрелых междоузлиях при различных воздействиях (Aloni 1979),



Различные представления о развитии волокон склеренхимы: *a* – образование волокна путем слияния паренхимных клеток и растворения перегородок между ними; *б* – координированное удлинение верхней части волокна при продолжающемся росте растения; *в* – апикальный интрузивный рост волокна, утолщение клеточной стенки осуществляется по типу выдвигания новых цилиндров вторичной клеточной стенки; *з* – диффузный интрузивный рост волокна, равномерное утолщение клеточной стенки начинается после прекращения роста.

а также дискуссия о перициклическом происхождении волокон стебля.

Согласно мнению некоторых исследователей, первичные волокна многих лубоволокнистых культур, таких как лен и конопля, образуются из клеток перицикла (Anderson, 1927; Конопля, 1938; Ордина, 1978; Жуковский, 1982). Само понятие “перицикл” трактуется как наружный слой проводящего цилиндра, состоящий из образовательных паренхимных клеток нефлоэтного происхождения, способных в стеблях многих растений превращаться в волокна (Жуковский, 1982; Хржановский, 1982; Словарь..., 1984; Fahn, 1990). Однако другие исследователи высказывают сомнения в существовании перицикла, по крайней мере в стеблях многих семенных растений (Blyth, 1958; Эсау, 1980), и указывают на то, что природа склеренхимы, возникающей между первичной корой стебля и флоэмой, остается не вполне ясной (Васильев и др., 1978). Исследования, проведенные Эсау (Esau, 1943), показали, что образование флоэмных волокон льна происходит из клеток прокампбия.

Возможно, что разногласия возникали в результате того, что часть волокон может долго (в течение недель) оставаться тонкостенными (Gorshkova et al., 2003; Ageeva et al., 2005). Неутолщенные клеточные стенки волокон не позволяют идентифицировать клетки склеренхимы без применения специальных методик окрашивания, и волокна с последовательно утолщающимися клеточными стенками ошибочно принимали за вновь образованные. Анатомический анализ поперечных срезов стеблей льна и конопли позволил установить, что в ходе онтогенеза растения не происходит увеличения числа первичных волокон (за исключением самой верхней части стебля) (Gorshkova et al., 2003, 2005; Чернова и др., 2005); это отрицает идею об их новообразовании из клеток перицикла.

Инициация вторичных волокон происходит в результате деятельности камбия, который дает начало клеткам различного типа. Регуляция соотношения и периодичности инициации клеток с различной специализацией из камбия в последние годы активно изучается (Uggla et al., 1998; Mellerowicz et al., 2001; Wloch et al., 2001, 2002; Nieminen et al., 2004; Ko et al., 2004), однако крупных обобщений пока нет. Высказываются также идеи об инициации волокон из протодермы у некоторых представителей Graminea и Superaceae (Тутаюк, 1980; Жуковский, 1982; Fahn, 1990).

Уже давно обнаружено, что для формирования волокон важно присутствие и апекса, и листьев (Sachs, 1972; Aloni, 1979, Clark, 1995). Инициацию волокон связывают с полярным транспортом ауксина, а также с наличием гиббереллинов и цитокининов (Zhong et al., 2001). Известна, в частно-

сти, целая серия работ Алони (Aloni, 1979, 1982 и др.) по изучению влияния различных гормонов на дифференцировку волокон. Однако к этим данным следует относиться с осторожностью, поскольку волокна с тонкой клеточной стенкой при анализе воздействия в расчет не брались, а значит, оценивалась не столько инициация, сколько формирование вторичной клеточной стенки. Более того, оценка воздействия гормонов на формирование первичных волокон проводилась на декапитированных растениях (Aloni, 1979), следовательно, об инициации, которая осуществляется на расстоянии нескольких десятков микрон от апекса (Esau, 1943; Ageeva et al., 2005), говорить не приходится. Инициация волокон, по крайней мере первичных, тесно сопряжена с формированием листовых примордиев (Esau, 1943), относится к основополагающим событиям формообразования растений и, по-видимому, мало изменяется под действием окружающих факторов (Чемиковского и др., 2006).

РОСТ ВОЛОКОН

Волокна принадлежат к числу наиболее удлиненных растительных клеток, длина зрелых волокон находится в пределах от 0.3–1.0 до нескольких десятков или даже сотен мм (Магитт, 1948; McDoughall et al., 1993; van Dam, Gorshkova, 2003). Первичные волокна рами (*Boehmeria nivea*), способные удлиняться до 550 мм, развиваются из меристематических клеток длиной 20 мкм (Anderson, 1927), что означает увеличение размеров клетки в 27 500 раз. Волокна, ассоциированные с проводящими пучками листьев однодольных, таких как *Sansevieria* sp., *Agave* sp. и *Musa* sp., в 40–70 раз длиннее меристематических клеток, из которых они образуются (Эсау, 1969).

Существовала гипотеза, согласно которой волокна могли достигать длины в несколько сантиметров координированным удлинением своего верхнего конца при продолжающемся росте растения (Tammes, 1907; Aldaba, 1927) (рисунк, б). По мнению Томлинсона (Tomlinson, 2003), коровые волокна *Gnetum gnemon* способны достигать окончательной длины (от 6.5 до 14.0 мм) исключительно в результате координированного роста с окружающими тканями удлиняющегося междоузлия.

Однако большинство волокон вслед за этапом координированного роста удлиняются интрузивно. Интрузивным (скользящим) ростом называют такой, при котором растущая клетка опережает рост сопредельных тканей, внедряясь между окружающими ее клетками (Эсау, 1969; Fahn, 1990; Лотова, 2001). Одной из ключевых особенностей биогенеза волокон является наличие интрузивного роста. Доказательство его наличия – увеличение числа первичных волокон на попе-

речном срезе органа в ходе развития (Горшкова и др., 2003; Gorshkova et al., 2003, 2005).

Существование интрузивного роста очевидно и для вторичных волокон, хотя увеличение их числа на поперечном срезе может дополнительно (и даже альтернативно) объясняться продолжающейся деятельностью камбия. Вторичные волокна формируются в участке стебля, прекратившим свой рост в длину, следовательно, их удлинение возможно только путем интрузивного роста. Длина вторичных волокон существенно превосходит таковую камбиальных клеток (Эсау, 1969; Mellewicz et al., 2001), что служит доказательством наличия стадии интрузивного роста. Например, максимальная длина веретеновидной инициали камбия конского каштана (*Aesculus hippocastanum*) составляет 329 мкм, тогда как ее производные – волокна либриформа – могут достигать длины 517 мкм (Chaffey et al., 1999).

Волокна различного происхождения достигают различной длины, т. е. интрузивный рост у них выражен в различной степени и служит ключевой стадией в обеспечении разнообразия. Если длина вторичных ксилемных волокон обычно составляет доли миллиметра (Chaffey et al., 1999; McDougall et al., 1993; Xu et al., 2005), то у вторичных флоэмных – несколько миллиметров (Чернова и др., 2005). Длина первичных флоэмных волокон – несколько сантиметров (Жуковский, 1982; Горшкова и др., 2003), что делает логичным использование именно их для изучения механизмов интрузивного роста.

Исследование интрузивного роста затруднено тем, что осуществляющие его клетки находятся в толще других тканей. На этой стадии развития волокна достигают высокого коэффициента прозенхимности и имеют тонкую клеточную стенку, что делает практически невозможным их выделение в достаточных для биохимического и молекулярно-генетического анализа количествах из-за чрезвычайной уязвимости при механических воздействиях. Поэтому крайне актуален поиск новых подходов для характеристики такого роста (Снегирева и др., 2006), а большинство имеющихся данных получено на фиксированных препаратах методами микроскопии.

В ходе интрузивного роста в волокне может существенно возрастать число ядер, которое иногда достигает нескольких десятков (Ageeva et al., 2005). В этом случае механизмы, блокирующие цитокинез и вызывающие образование синцития, неясны. Деление ядер в одной клетке происходит асинхронно, в результате чего образуются волокна, число ядер в которых отличается от 2^n (Ageeva et al., 2005). Корреляцию между длиной волокон и числом ядер в них до сих пор никто не анализировал.

Интрузивный рост первичных волокон начинается раньше, чем заканчивается координированный рост соседних тканей (Ageeva et al., 2005), что особенно подчеркивает различия в механизмах их регуляции, до настоящего времени совершенно неисследованных. Известно, например, что различные стрессовые условия неодинаково влияют на координированный и интрузивный рост (Снегирева и др., 2006; Чемикосова и др., 2006).

Удлинение волокон подвержено гормональной регуляции. В растениях джута (*Corchorus capsularis*) и конопли (*Cannabis sativa*), обработанных гиббереллином, волокна в четыре раза длиннее, чем у необработанных (Clark, 1995). Аналогичный эффект гиббереллина описан и для гороха (*Pisum sativum*), но только в сочетании с ауксином (Aloni, 1979). Анализ приведенных в этой работе данных об изменении длины волокон и всего междоузлия в целом, а также о числе волокон на поперечном срезе позволяет судить о том, какой из типов роста – координированный или интрузивный – затронут в большей степени при воздействии различных концентраций экзогенных гормонов (ауксина и гиббереллина). При большинстве использованных комбинаций гормонов длина волокон изменяется в той же степени, что и длина междоузлий, т.е. затрагивается координированный рост всех тканей стебля. И только при значительном (двадцатикратном) преобладании ауксина над гиббереллином волокна удлинялись быстрее, чем междоузлие в целом.

Рост волокон может быть связан с особенностями ионного транспорта в этих клетках. Так, обнаружен калиевый канал (PTORK), который с помощью иммуноцитохимии выявляется в молодых волокнах дифференцирующейся древесины тополя (Arend et al., 2005). Этот канал при деполяризации мембраны выводит калий из клетки и может контролировать ее электрофизиологические свойства. Показано, что увеличение диаметра волокон, в отличие от диаметра сосудов, не реагирует на изменение в них концентрации калия (Langer et al., 2002). Жаль, что подобные данные отсутствуют для длины волокон.

ХАРАКТЕР ИНТРУЗИВНОГО РОСТА ВОЛОКОН

Существование этапа интрузивного роста волокон в настоящее время не вызывает сомнения, однако относительно механизмов его осуществления нет единого мнения. Интрузивный рост может быть апикальным (концевым) в случае, если осуществляется одним или обоими концами на фоне нерастущей срединной части клетки, или диффузным (интеркалярным, поверхностным), когда встраивание новых компонентов клеточной стенки происходит по всей поверхности клет-

ки. Например, за счет диффузного роста удлиняется трихома (вырост эпидермиса) семени хлопчатника (Ramsey, Berlin, 1976; Tiwari, Wilkins, 1995; Ryser, 2001), а классическими примерами апикально растущих клеток считают корневые волоски, трубки пыльников и гифы грибов (Tiwari, Wilkins, 1995; Ryser, 2001). К апикально растущим клеткам относят также млечники (Lee, Mahlberg, 1999; Serpe et al., 2002) и веретеновидные инициалии камбия (Mellerowicz et al., 2001; Wloch et al., 2001, 2002).

Согласно исследованиям Эсау (1969), удлинение волокна происходит по типу интрузивного апикального роста (рисунок, в). Такой механизм, по мнению ряда исследователей, имеет место в процессе развития различных типов волокон, например волокон листьев *Gnetum gnemon* (Tomlinson, Fisher, 2005), вторичных ксилемных волокон тополя (Mellerowicz et al., 2001) и конского каштана (Chaffey et al., 1999), желатинозных флоэмных волокон *Gnetum gnemon* (Tomlinson, 2003), волокон, ассоциированных с проводящими пучками стебля *Dendrocalamus asper* (Gritsch, Murphy, 2005). Причем в качестве основного доказательства существования именно этого механизма роста волокон приводили их веретеновидную форму с заостренными кончиками и характерным коленом. Однако такая форма, действительно присущая волокнам на определенной стадии развития (Chaffey et al., 1999; Ageeva et al., 2005), объясняется скорее спецификой начального этапа роста волокон, не являясь прямым доказательством апикального характера удлинения.

Рассмотрим возможные причины возникновения этой характерной формы. Гипотетически рост волокна, расположенного в толще ткани, среди других нерастущих клеток может осуществляться тремя способами: 1) с внедрением в соседнюю клетку и ее разрушением, 2) с последующим сжатием соседней клетки, 3) по срединной пластинке, начиная с образования кончика волокна, внедряющегося между соседними клетками без их повреждения. Первые два способа неприемлемы для живой ткани, поскольку ведут к значительным повреждениям. Третий вариант представляется наиболее вероятным и объясняет причину появления в начинающих растягиваться волокнах характерного колена. При инициации интрузивного роста подобная картина будет наблюдаться вне зависимости от того, апикально или диффузно растет клетка. При дальнейшем росте волокон характерное колено исчезает.

Существует ряд экспериментальных данных, полученных при анализе механизмов роста флоэмных волокон льна (*Linum usitatissimum*), свидетельствующих в пользу диффузного интрузивного роста волокон (рисунок, г). Детальное исследование ультраструктуры кончиков волокон

позволило установить отсутствие в этой области зональности органелл, которая характерна для клеток, растущих апикально (Горшкова и др., 2003; Ageeva et al., 2005). Кортикальные микротрубочки обнаруживают спиральную ориентацию в средней части волокна и поперечную – в кончиках (Ageeva et al., 2005), тогда как клетки с концевым ростом характеризуются продольно расположенными микротрубочками в базовой части и беспорядочно или поперечно ориентированными – в апикальной области (Tiwari, Wilkins, 1995). С помощью радиоавтографии находящихся на этапе интрузивного роста волокон, меченных $^{14}\text{CO}_2$, выявили равномерное включение метки по всей длине клетки (Gorshkova et al., 2003). Выяснилось также, что в ходе интрузивного роста по всей длине волокна разрушаются плазмодесмы (Ageeva et al., 2005). Совокупность этих данных свидетельствует в пользу того, что интрузивный рост волокон осуществляется путем растяжения всей поверхности клетки, а не только ее кончиков (рисунок, г).

Анализ ориентации кортикальных микротрубочек в клетках камбия и их производных в ходе дифференцировки древесины у *Aesculus* показал, что еще в камбиальной зоне в иницирующихся волокнах возникает (задолго до начала отложения вторичной клеточной стенки) спиральное расположение микротрубочек (Chaffey et al., 1999). Характерно, что это происходит по всей длине клетки и также может быть аргументом в пользу растяжения всей поверхности клетки, а не только ее концов в ходе интрузивного роста, хотя Чаффей с соавторами (Chaffey et al., 1999) и не делают такого вывода.

Дискуссионными представляются также продолжительность интрузивного роста и разграниченность этапов удлинения и утолщения волокна. Наблюдая экстремальные характеристики растительных волокон, исследователи сделали вывод о том, что длина до нескольких сантиметров может быть достигнута в результате продолжительного, в течение нескольких месяцев, роста (Aldaba, 1927; Эсау, 1969; Fahn, 1990). Причем считали, что процессы удлинения клетки (путем апикального интрузивного роста) и утолщения клеточной стенки волокна идут одновременно (Эсау, 1969; McDoughall, 1993; Fahn, 1990). Формирование вторичной клеточной стенки описывали как процесс, начинающийся со срединной части волокна и распространяющийся к растущим кончикам по типу выдвигания новых цилиндров вторичной клеточной стенки (Эсау, 1969) (рисунок, в). В своей работе, посвященной формированию флоэмных волокон *Dendrocalamus asper*, Гритш и Мюрфи (Gritsch, Murphy, 2005) делают вывод о неразграниченности процессов удлинения и утолщения волокна. Их заключение основано на обнаружении более длинных волокон в основании стебля по

сравнению с волокнами срединной части. Однако такое сопоставление неправомерно, поскольку в данном случае сравниваются волокна, образовавшиеся в различные периоды развития растения. Вышеприведенная теория развития растительных волокон (Эсау, 1969) общепризнана, однако не согласуется с рядом экспериментальных данных, полученных при анализе процессов формирования волокон льна.

Во-первых, в стебле льна легко идентифицируема область, расположенная обычно в 5–7 см от апекса, в которой происходит резкий скачок механических свойств волокнистой части, что нельзя объяснить с точки зрения этой теории. Выше этого участка, названного “точка слома”, стебель легко ломается, тогда как ниже становится заметно более прочным (Gorshkova et al., 1996, 2003, 2005).

Во-вторых, подсчет числа волокон на поперечных срезах на одной и той же высоте стебля в ходе развития растения позволил установить, что увеличение числа волокон происходит только выше “точки слома”, а не по всему стеблю, как этого следовало бы ожидать в случае продолжающегося интрузивного роста (Gorshkova et al., 2003).

В-третьих, серийные поперечные срезы отдельного волокна демонстрируют клеточную стенку, одинаково утолщенную по всей длине, что указывает на равномерное отложение вторичной клеточной стенки по внутренней поверхности волокна (рисунок, 2).

Согласно вышеприведенным экспериментальным данным, волокна, находящиеся на стадиях интрузивного роста и утолщения клеточной стенки, разграничены в пространстве и времени. Удлинение их путем диффузного интрузивного роста происходит только в верхней части стебля, выше “точки слома”, и продолжается в течение 2–3 сут (Горшкова и др., 2003).

Исследование биогенеза волокон конопли с помощью подходов и методов, разработанных при изучении формирования волокон льна, позволило выявить аналогичную схему развития первичных и вторичных флоэмных волокон (Чернова и др., 2005). Стадии развития первичных волокон конопли так же разграничены в пространстве и времени. Предстоит выяснить, справедливы ли эти закономерности для волокон, онтогенетически связанных с другими тканями. Во всяком случае известно, что формирование вторичной клеточной стенки волокон стебля *Phyllostachys pubescens* (He et al., 2000) и листьев *Gnetum gnemon* (Tomlinson, Fisher, 2005) начинается после прекращения роста.

ФОРМИРОВАНИЕ ВТОРИЧНОЙ КЛЕТОЧНОЙ СТЕНКИ

Волокна различных видов не однообразны по структуре и составу клеточной стенки. По таким признакам, как расположение микрофибрилл целлюлозы, степень и характер лигнификации, доминирующий компонент нецеллюлозного матрикса, их можно разделить на две группы. Волокна первой характеризуются спиральным расположением микрофибрилл целлюлозы, доминированием ксилана в нецеллюлозном матриксе, высокой степенью лигнификации, которая идет одновременно с отложением слоев клеточной стенки. Типичным примером таких волокон являются древесинные.

Ко второй группе относятся волокна с аксиальным расположением микрофибрилл целлюлозы в мощно развитом внутреннем слое вторичной клеточной стенки. Полисахариды матрикса представлены в основном галактозосодержащими полимерами. К этой группе относятся, например, флоэмные волокна льна, конопли, рами, волокна листьев гнетума, а также желатинозные волокна древесины напряжения. Все волокна этого типа предложено называть желатинозными (Gorshkova, Morvan, 2006) за желатиноподобный внутренний слой их клеточной стенки (Fahn, 1990; Pilate et al., 2004a). Обычно волокна этой группы практически не содержат лигнина (Love et al., 1994; Gorshkova et al., 2000; Xu et al., 2005). В некоторых случаях образование лигнина отмечено, однако его состав имеет некоторые особенности (слабоконденсированную форму с высокой долей сирингильных субъединиц) (Joseleau et al., 2004; Pilate et al., 2004a), а отложение происходит после завершения наращивания слоев вторичной клеточной стенки.

Желатинозные волокна могут возникать в небольших количествах и в нормальной древесине (Mellerowicz et al., 2001), что связывают со слабыми механическими воздействиями (например, ветром) или с необходимостью незначительной коррекции расположения побега в вертикальной плоскости. В редких случаях реакционная древесина формируется за счет вторичной флоэмы, как у *Zelkova*; при этом также образуются желатинозные волокна (Hsu et al., 2005). Описаны желатинозные волокна и в воздушных корнях *Ficus* (Zimmermann et al., 1968). Древесина напряжения образуется и при гравитропизме побегов, высаженных горизонтально (Cronshaw, Morey, 1968; Fisher, Tomlinson, 2002). Клеточная стенка желатинозного типа, механизмы ее индукции и формирования охарактеризованы слабее, чем другие типы клеточных стенок, и вызывают в последнее время повышенный интерес, поэтому подробнее остановимся на полученных результатах.

Индукцию образования *G*-слоя желатинозных волокон древесины можно вызвать экспериментально, согнув побеги, что в последнее время активно используется в молекулярно-генетических работах (Pilate et al., 2004b; Paux et al., 2005; Andersson-Gunneras et al., 2006). Желатинозный слой способен формироваться вместо слоев *S*2, *S*3 или как дополнительный слой *S*4 во вторичной клеточной стенке волокон древесины напряжения (Fahn, 1990). Похоже, что без слоя *S*1 волокна древесины напряжения не способны перейти к формированию желатинозного слоя. Интересно, что во флоэмных волокнах лубоволокнистых культур также отмечено наличие внешнего слоя вторичной клеточной стенки, в котором ориентация микрофибрилл не является аксиальной (Roland et al., 1995).

Переход к формированию желатинозного слоя сопровождается переориентацией кортикальных микротрубочек, которые также располагаются вдоль длинной оси клетки (Prodhon et al., 1995; Ageeva et al., 2005); отмечена их повышенная плотность, которая достигает 20 штук на мкм длины клеточной стенки (Prodhon et al., 1995), при этом в волокнах не обнаружено индукции особых изоформ тубулина или актина (Pilate et al., 2004b).

Формирование *G*-слоя происходит при изгибе побега, поэтому изначально ясно, что индукция вызывается гравитационными и/или механическими стимулами. Чем сильнее согнут побег, тем больше в нем развивается древесины напряжения (Mellerowicz et al., 2001). Однако неясно, каким образом передается сигнал и каковы непосредственные механизмы его реализации. Пилат с соавторами (Pilate et al., 2004b) отмечают образование пальцевидных мембранных образований в периплазме формирующихся желатинозных волокон, которые предположительно участвуют в восприятии механического сигнала.

С использованием микрочипов ДНК проведены эксперименты по сравнению профиля экспрессии в древесине напряжения и в нормальной древесине (Lafarguette et al., 2004; Pilate et al., 2004b; Andersson-Gunneras et al., 2006). Однако в большинстве случаев в этих работах не исследовали динамику процесса индукции, а констатировали различия, возникшие через недели или даже месяцы после механического воздействия, когда трансформация древесины уже была хорошо выражена. Отчасти подобный подход оправдан тем, что развитие желатинозных волокон останавливается при удалении стимулирующего воздействия, т.е. для продолжения формирования древесины напряжения механизм передачи сигнала должен работать постоянно. Лишь в одной работе анализировались, хотя и для относительно небольшого числа генов (сотни, а не тысячи), изменения транскрипции в первые часы и сутки, когда

анатомические изменения еще не были заметны (Paux et al., 2005).

В образовании древесины напряжения обычно принимают участие два ключевых процесса: активация деятельности камбия, что проявляется в увеличении числа его клеток и эксцентричности прироста древесины (Hellgren et al., 2004), и индукция *G*-слоя у волокон. Неясно, может ли возникать *G*-слой у волокон, образованных до механического воздействия, и, если да, позже какой стадии формирования волокна этого не происходит. Анатомические исследования стебля выявляют желатинозные волокна не ранее чем через 5–7 сут после сгибания побега, до этого времени не выявляются и изменения в составе основных белков ткани по сравнению с нормальной древесиной (Baba et al., 2000). Эти данные хорошо согласуются с продолжительностью клеточного цикла у камбиальных клеток древесных растений, которая составляет 7–11 сут (Mellerowicz et al., 2001). Однако желатинозные волокна всегда выявляются на некотором расстоянии от камбия, поскольку формированию *G*-слоя должно предшествовать увеличение размеров клетки, а также формирование первых слоев вторичной клеточной стенки. Более того, *G*-слой – объемное образование, формирование которого должно быть достаточно продолжительным процессом. Поэтому только на основании анализа поперечных срезов сложно судить о времени индукции желатинозных волокон. Отмечаемое некоторыми авторами увеличение длины желатинозных волокон по сравнению с волокнами нормальной древесины (Jourez et al., 2001) может быть только в том случае, если образование этих волокон инициируется после механического воздействия, однако не все отмечают эту разницу в длине (Mellerowicz et al., 2001).

Противоречивы сведения об участии гормонов в индукции образования желатинозных волокон. Исследования эндогенных гормонов, непростые в силу их низких концентраций и наличия разнообразных свободных и связанных форм, еще более осложняются различиями анатомии образцов нормальной древесины и древесины напряжения. Поэтому основным подходом в изучении гормональной регуляции долгое время было использование экзогенных гормонов и ингибиторов транспорта ауксина (Cronshaw, Morey, 1968). В результате этих экспериментов считалось, что формирование желатинозных волокон вызывается различиями в распределении ауксина по диаметру согнутого побега и связано с дефицитом этого гормона в участке образования реакционной древесины. Экзогенный ауксин и ингибиторы транспорта этого гормона действительно могут вызывать образование желатинозных волокон (Mellerowicz et al., 2001). Индукция древесины напряжения может происходить и в отсутствие механического воздействия, например для изгибания бокового

побега и превращения его в главный при повреждении основного, – еще один аргумент в пользу ведущей роли гормонов.

Существенно изменили сложившиеся представления исследования с использованием современных методов (крионарезка образцов, а также хроматография в сочетании с масс-спектрометрией), позволившие измерить уровень ауксина (при подробном анализе его динамики) в образцах тангентальных срезов шириной всего 30 мкм, т.е. на клеточном уровне. Показано, что в формирующейся древесине напряжения не наблюдается дефицита ауксина по сравнению ни с контролем, ни с древесиной, расположенной с противоположной стороны согнутого побега (Hellgren et al., 2004). Это означает, что механизмы индукции желатинозных волокон отличаются от обычной гравитропической реакции, в которой ключевым механизмом является перераспределение уровня ауксина. Вероятно, в реакционной древесине отличаются компоненты сигнального пути ауксина, а не его уровень.

В связи с этим особый интерес представляют немногочисленные данные по изучению этих компонентов. Показано, что экспрессия некоторых генов семейства *Aux/IAA* изменяется при индукции древесины напряжения (Moyle et al., 2002; Hellgren et al., 2004; Paux et al., 2005; Andersson-Gunneras et al., 2006). Например, уровень мРНК гена *Aux/IAA* имел сложную динамику: через 6 ч после изгиба стебля он снижался на 30%, а к 24 ч возрастал в пять раз по сравнению с нормальной древесиной (Paux et al., 2005). В древесине напряжения выявлено 15 дифференциально экспрессирующихся генов белков, имеющих отношение к сигнальному пути ауксина, однако изменение содержания их мРНК было невелико – от возрастания в 1.3 раза до уменьшения в 2.8 раз (Andersson-Gunneras et al., 2006).

Значительно в большей степени активизируется экспрессия генов, участвующих в метаболизме этилена. Так, ген оксидазы 1-аминоциклопропан-1-карбоновой кислоты – фермента, продуцирующего этилен, активируется в древесине напряжения в 17 раз (Andersson-Gunneras et al., 2006). Возрастание его экспрессии надежно выявляется через 3 сут после сгибания побега и именно в той части ксилемы, где происходит формирование желатинозных волокон (Andersson-Gunneras et al., 2003). Однако вовлеченность этилена в индукцию древесины напряжения не подтвердилась в опытах с этиленнезависимыми растениями (Andersson-Gunneras et al., 2006). Участие гиббереллинов в образовании желатинозных волокон проявляется в общей активации деятельности камбия, а не непосредственно в запуске формирования *G*-слоя (Jiang et al., 1998).

Как показано на примере флоэмных волокон льна и конопли, формирование вторичной клеточной стенки в желатинозных волокнах сопряжено с накоплением высокомолекулярного тканеспецифического галактана (Gorshkova et al., 1996; 2004, 2005; Чернова и др., 2005; Gorshkova, Morvan, 2006). Высказано предположение о том, что этот полисахарид связывается с молекулами целлюлозы в момент их синтеза и замедляет процесс кристаллизации микрофибрилл; возможно, именно этим обеспечивается аксиальное расположение микрофибрилл целлюлозы (Gorshkova, Morvan, 2006). Вероятна также особая роль арабиногалактановых белков, которые выявляются в клеточных стенках желатинозного типа (Girault et al., 2000; Gorshkova, Morvan, 2006). В древесине напряжения экспрессия именно генов фасцилин-подобных арабиногалактановых белков активируется в наибольшей степени по сравнению с нормальной древесиной (Lafarguette et al., 2004; Pilate et al., 2004b; Andersson-Gunneras et al., 2006), однако их функциональная роль пока совершенно неясна. Интересно, что *A. thaliana*, не образующий желатинозных волокон, не содержит прямых ортологов генов арабиногалактановых белков, активируемых в древесине напряжения (Andersson-Gunneras et al., 2006). При электрофоретическом анализе белков выявлены также (но не идентифицированы) полипептиды с молекулярными массами 19, 23, 37, 41 и 55 кДа, специфичные для древесины напряжения; судя по процедуре выделения, они присутствуют в клеточной стенке и связаны с ней ионными связями (Baba et al., 2000).

G-слои почти полностью состоят из целлюлозы, поэтому при их формировании можно было ожидать серьезных изменений в экспрессии генов каталитических субъединиц целлюлозосинтазы. Однако при индукции древесины напряжения уровень мРНК для этих белков почти не изменялся, оставаясь одним из самых высоких, а набор изоферментов оставался таким же, как при формировании “обычной” вторичной клеточной стенки (Andersson-Gunneras et al., 2006). К числу генов с тканеспецифичным характером экспрессии в желатинозных волокнах был отнесен один из генов экспансинов (белков, участвующих в растяжении клеточной стенки) – *PttEXP5* (Gray-Mitsumune et al., 2004), однако последующие исследования не подтвердили этой тканеспецифичности, хотя и отметили значительный уровень экспрессии в древесине напряжения (Andersson-Gunneras et al., 2006).

Желатинозные слои вторичной клеточной стенки обладают существенно иными, чем лигно-ксилано-целлюлозные, механическими свойствами: у них выше прочность на разрыв и гибкость, но ниже механическая прочность (Plomion et al., 2001; Yamamoto et al., 2004). Кроме того, желатинозные слои обладают контрактивными свой-

ствами (Clair et al., 2005), с которыми, собственно, и связывают функциональную роль древесины напряжения: располагаясь на верхней стороне согнутого побега, она стремится вернуть его в вертикальное положение (Plomion et al., 2001).

СТАРЕНИЕ ВОЛОКОН

Завершающей стадией развития волокон является стадия старения или отмирания. Сложился стереотип, согласно которому волокна в зрелом состоянии представляют собой мертвые полые клетки, отмирающие достаточно рано (Раздорский, 1949; Тутаяк, 1980; Рейвн и др., 1990; Лотова, 2001). Только в последние годы к этой характеристике стали добавлять, что волокна некоторых видов в зрелом состоянии могут иметь протопласт (Fahn, 1990); есть данные о волокнах пальм, сохраняющих живой протопласт в течение пяти (Gritsch et al., 2004) или даже девяти (Gritsch, Murphy, 2005) лет.

Детальное исследование ультраструктуры флоэмных волокон льна позволило установить, что протопласт в волокне сохраняется вплоть до стадии полной спелости, однако некоторые признаки деградации в нем присутствуют (Горшкова и др., 2003). На этапе зеленой спелости, когда продолжается интенсивное формирование клеточной стенки, в цитоплазме наблюдаются цитосегресомы, аутолитические вакуоли с разнородным содержимым, мультивезикулярные тела. В большом количестве встречаются крупные липидные капли различной электронной плотности, которые иногда образуют скопления, вдающиеся в вакуоль. Митохондрии имеют нативную структуру, что свидетельствует о их продолжающейся жизнедеятельности.

Описанные признаки могут указывать на начинающийся процесс старения и отмирания волокна. С другой стороны, такая утилизация мембран может являться процессом, отражающим нормальную жизнедеятельность клетки, вынужденной избавляться от излишков мембран, образующихся в результате интенсивной секреции полисахаридов клеточной стенки и сокращения объема цитоплазмы и вакуоли.

На более поздней стадии развития растения (желтая спелость) наряду с описанными выше процессами иногда происходит разрыв тонопласта, сильная вакуолизация и просветление цитоплазмы. Вместе с тем ядро и митохондрии не отличаются от таковых на более ранних стадиях развития волокна. Снижается активность аппарата Гольджи, деградирует тилакоидная система хлоропластов, в них до самой поздней стадии видны крупные крахмальные зерна.

Сохраняющийся протопласт и наличие митохондрий, имеющих нативную структуру в волок-

нах вплоть до фазы полной спелости, свидетельствуют о продолжающейся жизнедеятельности клеток. Признаки, характерные для апоптозных клеток – конденсация митохондрий, классические апоптозные тельца, процессы маргинации и конденсации ядерного хроматина с последующим распадом ядра на части, в ходе ультрамикроскопического исследования волокон не выявлены. Однако предвестниками начинающегося процесса старения и отмирания клетки могут быть локальные разрывы тонопласта в волокнах на этапе желтой спелости, а также присутствие аутолитических вакуолей в цитоплазме волокон в фазе полной спелости растения. Подобного рода признаки – конденсацию и плазмолиз органелл в волокнах бамбука – некоторые исследователи (He et al., 2000) считают доказательством существования программируемой клеточной смерти волокон.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В последние годы существенно пересмотрены представления о развитии растительных волокон. На примере классического для изучения формирования волокон объекта – первичных флоэмных волокон льна – показано, что характерная для них стадия интрузивного роста относительно непродолжительна и отделена от стадии утолщения клеточной стенки (Горшкова и др., 2003; Gorshkova et al., 2003, 2005; Чернова и др., 2005). Это делает возможным изучение стадиспецифичных процессов в биогенезе волокон, тем более что охарактеризован индикатор (“точка слома”) перехода от одной стадии развития к другой. Обнаружен диффузный характер удлинения волокон в ходе интрузивного роста, что предполагает наличие иных, чем в случае конечного роста, механизмов растяжения и их регуляции.

На примере флоэмных волокон льна и конопли установлены продолжительность, локализация и маркерные признаки отдельных стадий формирования этих клеток. Использование разработанных подходов и методов позволит проанализировать биогенез волокон, связанных онтогенетически с другими тканями и входящих в состав других растительных органов.

Сложность представляет разработка подходов для изучения биогенеза вторичных волокон. В связи с тем что вторичные волокна – результат деятельности камбия, отсутствует четкая пространственная разграниченность волокон, находящихся на разных стадиях развития. В случае с флоэмными волокнами ситуация облегчается тем, что они, как правило, расположены пучками среди элементов вторичной флоэмы. Ксилемные же волокна разбросаны среди других типов клеток, и их идентификация на стадии интрузивного

Характеристика мутантов *Arabidopsis thaliana* с измененным характером развития волокон

Мутация	Источник	Фенотипические признаки	Измененный ген, кодируемый белок	Свойства волокон	Механизм влияния мутации на свойства волокон
<i>If11</i>	(Zhong et al., 1997, 2001; Lev-Yadun et al., 2005)	Снижена механическая прочность стебля	<i>IFL1/REV</i> ; белок, содержащий гомеодомен лейциновой молнии класса III	Нарушена дифференцировка межпучковых волокон и их лигнификация	Снижена активность полярного транспорта ауксина
<i>Fra1</i>	(Zhong et al., 2002)	То же	<i>FRA1</i> ; белок, подобный кинесину	Изменена ориентация микрофибрилл целлюлозы без изменения организации микротрубочек и состава клеточной стенки	Нарушено участие микротрубочек в ориентации микрофибрилл целлюлозы в период дифференцировки клетки
<i>Fra2</i>	(Zhong et al., 2001)	Более короткие клетки во всех органах	<i>FRA2/AtKTN1</i> ; белок, подобный катанину	Короткие волокна	Замедлена переориентация микротрубочек, происходящая в период удлинения клетки
<i>Fra3</i>	(Zhong et al., 2004)	Снижена механическая прочность стебля	<i>FRA3</i> ; 5-фосфатаза инозитолполифосфата типа II	Снижена толщина вторичных клеточных стенок волокон, изменена организация актина	Изменен фосфоинозитидный обмен
<i>Fra4</i>	(Hu et al., 2003)	То же	<i>FRA4/RHD3</i> ; ГТФ-связывающий белок с фосфатазной активностью, локализованный в аппарате Гольджи	Снижена толщина вторичных клеточных стенок волокон без существенного изменения их состава, изменена организация актиновых филаментов без изменения организации микротрубочек	Не установлен
<i>Fra5</i>	(Zhong et al., 2003)	То же	<i>FRA5/AtCESA7</i> ; каталитическая субъединица целлюлозосинтазы	Уменьшена толщина вторичных клеточных стенок волокон, снижено содержание целлюлозы	Нарушен синтез целлюлозы вторичной клеточной стенки
<i>Fra7</i>	(Zhong, Ye, 2003)	То же. Изменена архитектура растения	<i>FRA5/AtSAC1</i> ; фосфатаза фосфоинозитида	Снижена длина волокон и толщина их вторичных клеточных стенок, изменена форма	Изменен фосфоинозитидный обмен
<i>Fra8</i>	(Zhong et al., 2005)	Снижена механическая прочность стебля	<i>FRA8</i> ; гликозилтрансфераза семейства 47	Снижена толщина вторичных клеточных стенок волокон, снижено содержание глюкуроноксила	Нарушен синтез глюкуроноксила
<i>Irx1</i>	(Zhong et al., 2001)	Уменьшено утолщение вторичной клеточной стенки в межпучковых волокнах и в клетках ксилемы	<i>IRX1/AtCESA8</i> ; каталитическая субъединица целлюлозосинтазы	Снижена толщина клеточной стенки межпучковых волокон, снижено содержание целлюлозы	Снижена интенсивность синтеза целлюлозы

роста (когда волокна имеют только первичную клеточную стенку) крайне затруднена.

Одним из возможных подходов является детальный анализ анатомии стебля в прикамбиальной зоне. В частности, серийные поперечные срезы ткани могут показать, насколько отличается

толщина клеточной стенки в различных участках единичного волокна либриформа и, соответственно, совмещает оно интрузивное удлинение клетки и утолщение клеточной стенки или нет. Анализ ультраструктуры кончика волокна может ответить на вопрос о концевом или диффуз-

ном характере роста. Иммуноцитохимический анализ с использованием антител на известные тканеспецифичные компоненты, такие как галактан, задействованный в формировании вторичной клеточной стенки волокон льна (Gorshkova et al., 1996, 2005), может оценить наличие аналогичных соединений в волокнах других типов.

При том что анатомические и биохимические исследования являются необходимыми при изучении биогенеза волокон, особые перспективы имеют молекулярно-генетические методы, в частности ПЦР *in situ*, выявляющие мРНК индивидуальных генов в отдельных клетках в составе растительных тканей (Gray-Mitsumune et al., 2004). Охарактеризованные на более “простых” системах, таких как лен, конопля, *A. thaliana*, гены с ткане- и стадийспецифичным характером экспрессии в волокнах можно будет использовать для анализа сложных совокупностей различных клеток, например в древесине. Одним из оснований для такого подхода служит то, что первичные и вторичные волокна имеют сходный характер развития и аналогичные тканеспецифичные маркеры (Чернова и др., 2005).

На сегодняшний день гены, специфически экспрессирующиеся в волокнах, не выявлены, однако их поиск активно ведется на разных растительных объектах, в том числе с применением таких методов, как микрочипы ДНК (Pilate et al., 2004b; Day et al., 2005; Ehrling et al., 2005; Paux et al., 2005; Andersson-Gunneras et al., 2006).

Кроме того, получены мутанты *A. thaliana* с измененным характером развития волокон (таблица). Хотя среди них почти нет генов с тканеспецифичным характером экспрессии, сам подход многообещающ для изучения генов, выявленных на других, “более волокнистых”, объектах. К числу генов, которые могли бы быть использованы в таких исследованиях, относятся гены каталитических субъединиц целлюлозосинтаз. Учитывая, что в формировании первичной и вторичной клеточной стенок участвуют различные целлюлозосинтазы (Taylor et al., 1999; Doblin et al., 2002; Burton et al., 2004), можно попытаться создать маркеры стадий интрузивного роста и утолщения клеточной стенки волокон.

Все эти подходы позволят не только глубже понять процессы биогенеза клеток со столь уникальными характеристиками, как у растительных волокон, но и объяснить механизмы роста для существенно большего числа типов клеток, у которых отдельные стадии биогенеза трудно вычленишь столь четко, как у волокон склеренхимы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев А.Е., Воронин Н.С., Еленевский А.Г. и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 478 с.

Горшкова Т.А., Агеева М.В., Сальников В.В. и др. Стадии формирования лубяных волокон *Linum usitatissimum* L. // Ботан. журн. 2003. Т. 88. № 12. С. 1–11.

Дьяконов А.П. К материалам по изучению конопляного стебля // Науч. агроном. журнал. 1927. № 1. С. 34–37.

Жуковский П.М. Ботаника. М.: Колос, 1982. 623 с.

Конопля / Под ред. Панченко П.Ф. и др. М.: Сельхозгиз, 1938. С. 5–37.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 526 с.

Магитт М.С. Основы технической анатомии лубяных культур. М.: Сельхозгиз, 1948. 96 с.

Ордина Н.А. Структура лубоволокнистых растений и ее изменение в процессе переработки. М.: Лег. индустрия, 1978. 127 с.

Раздорский В.Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. М.: Мир, 1990. Т. 2. 344 с.

Словарь ботанических терминов / Под ред. Дудки И.А. Киев: Наук. думка, 1984. 308 с.

Снегирёва А.В., Агеева М.В., Воробьев В.Н. и др. Использование метода ЯМР для характеристики интрузивного роста растительных волокон // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 2. С. 182–187.

Тутаюк В.Х. Анатомия и морфология растений. М.: Высш. шк., 1980. 317 с.

Хржановский В.Г. Курс общей ботаники. М.: Высш. шк., 1982. 384 с.

Чемикосова С.Б., Павленчева Н.В., Гурьянов О.П. и др. Формирование флоэмных волокон льна в условиях почвенной засухи // Физиология растений. 2006. Т. 53. № 5. С. 739–746.

Чернова Т.Е., Агеева М.В., Чемикосова С.Б. и др. Формирование первичных и вторичных волокон конопля // Вестн. ВНИИ по переработке лубяных культур. 2005. № 2. С. 6–13.

Эзау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. Т. 1. 558 с.

Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

Ageeva M.V., Petrovska B., Kieft H. et al. Intrusive growth of flax phloem fibers is of intercalary type // Planta. 2005. V. 222. P. 565–574.

Aldaba V.C. The structure and development of the cell wall in plants. I. Bast fibers of Boehmeria and Linum // Amer. J. Bot. 1927. V. 14. P. 16–22.

Aloni R. Role of auxin and gibberellin in differentiation of primary phloem fibers // Plant Physiol. 1979. V. 63. P. 609–614.

Aloni R. Role of cytokinin in differentiation of secondary xylem fibers // Ibid. 1982. V. 70. P. 1631–1633.

Anderson D.B. A microchemical study of the structure and development of flax fibers // Amer. J. Bot. 1927. V. 14. № 1. P. 187–211.

Andersson-Gunneras S., Hellgren J.M., Bjorklund S. et al. Asymmetric expression of a poplar ACC oxidase controls

- ethylene production during gravitational induction of tension wood // *Plant J.* 2003. V. 34. P. 339–349.
- Andersson-Gunneras S., Mellerowicz E.J., Love J. et al. Bio-synthesis of cellulose-enriched tension wood in *Populus*: global analysis of transcripts and metabolites identifies biochemical and developmental regulators in secondary wall biosynthesis // *Ibid.* 2006. V. 45. P. 144–165.
- Arend M., Stinzing A., Wind C. et al. Polar-localised poplar K⁺ channel capable of controlling electrical properties of wood-forming cells // *Planta.* 2005. V. 223. P. 140–148.
- Baba K., Asada T., Hayashi T. Relation between developmental changes on anatomical structure and on protein pattern in differentiating xylem of tension wood // *J. Wood Sci.* 2000. V. 46. P. 1–7.
- Blyth A. Origin of primary extraxylary stem fibers in dicotyledons // *Univer. California Publ. Bot.* 1958. V. 30. P. 145–232.
- Burton R.A., Shirley N.J., King B.J. et al. The *CesA* gene family of barley: quantitative analysis of transcripts reveals two groups of co-expressed genes // *Plant Physiol.* 2004. V. 134. P. 224–236.
- Chaffey N., Barnett J., Barlow P. A cytoskeletal basis for wood formation in angiosperm trees: the involvement of cortical microtubules // *Planta.* 1999. V. 208. P. 19–30.
- Clair B., Thibaut B., Sugiyama J. On the detachment of gelatinous layer in tension wood fibre // *J. Wood Sci.* 2005. V. 51. P. 218–221.
- Clark W.D. Botany. Plant form and function. V. 1. Dubuque: Wm. C. Brown Com., 1995. 541 p.
- Cronshaw J., Morey Ph.R. The effect of plant growth substances on the development of tension wood in horizontally inclined stems of *Acer rubrum* seedlings // *Protoplasma.* 1968. V. 65. P. 379–391.
- Day A., Addi M., Kim W. et al. ESTs from the fibre-bearing stem tissues of flax (*Linum usitatissimum* L.): expression analyses of sequences related to cell wall development // *Plant Biol.* 2005. V. 7. P. 23–32.
- Doblin M.S., Kurek I., Jacob-Wilk D. et al. Cellulose biosynthesis in plants: from genes to rosettes // *Plant Cell Physiol.* 2002. V. 43. P. 1407–1420.
- Ehrling J., Mattheus N., Aeschliman D.S. et al. Global transcript profiling of primary stems from *Arabidopsis thaliana* identifies candidate genes for missing links in lignin biosynthesis and transcriptional regulators of fiber differentiation // *Plant J.* 2005. V. 42. P. 618–640.
- Esau K. Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of bast fibers // *Amer. J. Bot.* 1943. V. 30. P. 579–586.
- Fahn A. Plant anatomy. Oxford: Pergamon Press, 1990. 587 p.
- Fisher J.B., Tomlinson P.B. Tension wood fibers are related to gravitropic movement of red mangrove (*Rhizophora mangle*) seedlings // *J. Plant Res.* 2002. V. 115. P. 39–45.
- Girault R., His I., Andeme-Onzighi Ch. et al. Identification and partial characterization of proteins and proteoglycans encrusting the secondary cell walls of flax fibres // *Planta.* 2000. V. 211. P. 256–264.
- Gorshkova T., Morvan C. Secondary cell-wall assembly in flax phloem fibers: role of galactans // *Ibid.* 2006. V. 223. P. 149–158.
- Gorshkova T.A., Wyatt S.E., Salnikov V.V. et al. Cell-wall polysaccharides of developing flax plants // *Plant. Physiol.* 1996. V. 110. № 2. P. 721–729.
- Gorshkova T.A., Salnikov V.V., Pogodina N.M. et al. Composition and distribution of cell wall phenolic compounds in the flax (*Linum usitatissimum* L.) stem tissues // *Ann. Bot.* 2000. V. 85. P. 477–486.
- Gorshkova T.A., Salnikov V.V., Chemikosova S.B. et al. Snap point: a transient point in *Linum usitatissimum* bast fiber development // *Ind. Crops Prod.* 2003. V. 18. P. 213–221.
- Gorshkova T.A., Chemikosova S.B., Salnikov V.V. et al. Occurrence of cell-specific galactan is coinciding with bast fibre developmental transition in flax // *Ibid.* 2004. V. 19. P. 217–224.
- Gorshkova T.A., Ageeva M., Chemikosova S. et al. Tissue-specific processes during cell wall formation in flax fiber // *Plant Biosystems.* 2005. V. 139. № 1. P. 88–92.
- Gray-Mitsumune M., Mellerowicz E.J., Abe H. et al. Expansins abundant in secondary xylem belong to subgroup A of the α -expansin gene family // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 1552–1564.
- Gritsch C.S., Murphy R.J. Ultrastructure of fibre and parenchyma cell walls during early stages of culm development in *Dendrocalamus asper* // *Ann. Bot.* 2005. V. 95. P. 619–629.
- Gritsch C.S., Kleist G., Murphy R.J. Developmental changes in cell wall structure of phloem fibres of the bamboo *Dendrocalamus asper* // *Ibid.* 2004. V. 94. № 4. P. 497–505.
- He X.-Q., Wang Y.-Q., Hu Y.-X. et al. Ultrastructural study of secondary wall formation in the stem fiber of *Phyllostachys pubescens* // *Acta Bot. Sin.* 2000. V. 42 № 10. P. 1003–1008.
- Hellgren J.M., Olofsson K., Sundberg B. Patterns of auxin distribution during gravitational induction of reaction wood in poplar and pine // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. № 1. P. 212–220.
- Hsu Y.-Sh., Chen Sh.-J., Lee Ch.-M. et al. Anatomical characteristics of the secondary phloem in branches of *Zelkova serrata* Makino // *Bot. Bull. Acad. Sin.* 2005. V. 46. P. 143–149.
- Hu Y., Zhong R., Morrison W.H. III et al. The *Arabidopsis* RHD3 gene is required for cell wall biosynthesis and actin organization // *Planta.* 2003. V. 217. P. 912–921.
- Jiang Sh., Furukawa I., Honma T. et al. Effects of applied gibberellins and uniconazol-P on gravitropism and xylem formation in horizontally positioned *Fraxinus mandshurica* seedlings // *J. Wood Sci.* 1998. V. 44. P. 385–391.
- Joseleau J.P., Imai T., Kuroda K. et al. Detection in situ and characterization of lignin in the G-layer of tension wood fibres of *Populus deltoides* // *Planta.* 2004. V. 219. № 2. P. 338–345.
- Jourez B., Riboux A., Leclercq A. Anatomical characteristics of tension wood and opposite wood in young inclined stems of poplar (*Populus euramericana* cv “Ghoy”) // *IAWA J.* 2001. V. 22. № 2. P. 133–157.
- Ko J.-H., Han K.-H., Park S. et al. Plant body weight-induced secondary growth in *Arabidopsis* and Its transcription

- phenotype revealed by whole-transcriptome profiling // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 1069–1083.
- Kundu B.C., Sen S. Origin and development of fibres in ramie (*Boehmeria nivea* Gaund.) // *Proc. Nat. Inst. Sci. (India)* 1960. V. 26. P. 190–198.
- Lafarguette F., Leple J.-Ch., Dejardin A. et al. Poplar genes encoding fasciclin-like arabinogalactan proteins are highly expressed in tension wood // *New Phytol.* 2004. V. 164. P. 107–121.
- Langer K., Ache P., Geiger D. et al. Poplar potassium transporters capable of controlling K⁺ homeostasis and K⁺-dependent xylogenesis // *Plant J.* 2002. V. 32. P. 997–1009.
- Lee K.B., Mahlberg P.G. Ultrastructure and development of nonarticulated laticifers in seedlings of *Euphorbia maculata* L. // *J. Plant Biol.* 1999. V. 42. № 1. P. 57–62.
- Lev-Yadun S. Intrusive growth – the plant analog of dendrite and axon growth in animals // *New Phytologist.* 2001. V. 150. P. 508–512.
- Lev-Yadun S., Wyatt S.E., Flaishman M.A. The inflorescence stem fibers of *Arabidopsis thaliana* *Revoluta* (*ifl1*) mutant // *J. Plant Growth Regul.* 2005. V. 23. P. 301–306.
- Love G.D., Snape C.E., Jarvis M.C. et al. Determination of phenolic structures in flax fibre by solid state ¹³C NMR // *Phytochemistry.* 1994. V. 35. P. 489–492.
- McDoughall G.J., Morrison I.M., Stewart D. et al. Plant fibres: botany, chemistry and processing for industrial use // *J. Sci. Food Agric.* 1993. V. 62. P. 1–20.
- Mellerowicz E.J., Baucher M., Sundberg B. et al. Unraveling cell wall formation in the woody dicot stem // *Plant Mol. Biol.* 2001. V. 47. P. 329–374.
- Moyle R., Schrader J., Stenberg A. et al. Environmental and auxin regulation of wood formation involves members of the *Aux/IAA* gene family in hybrid aspen // *Plant J.* 2002. V. 31. № 6. P. 675–685.
- Nieminen K.M., Kauppinen L., Helariutta Y. A weed for wood? *Arabidopsis* as a genetic model for xylem development // *Plant Physiol.* 2004. V. 135. P. 653–659.
- Paux E., Carocha V., Marques C. et al. Transcript profiling of *Eucalyptus* xylem genes during tension wood formation // *New Phytol.* 2005. V. 167. P. 89–100.
- Pilate G., Chabbert B., Cathala B. et al. Lignification and tension wood // *C. R. Biologies.* 2004a. V. 327. P. 889–901.
- Pilate G., Déjardin A., Laurans F. et al. Tension wood as a model for functional genomics of wood formation // *New Phytol.* 2004b. V. 164. P. 63–72.
- Plomion Ch., Leprovost G., Stokes A. Wood formation in trees // *Plant Physiol.* 2001. V. 127. P. 1513–1523.
- Proadhan A.K.M.A., Funada R., Ohtani J. et al. Orientation of microfibrils and microtubules in developing tension-wood fibres of Japanese ash (*Fraxinus mandshurica* var. *japonica*) // *Planta.* 1995. V. 196. P. 577–585.
- Ramsey J.C., Berlin J.D. Ultrastructural aspects of early stages in cotton fiber elongation // *Amer. J. Bot.* 1976. V. 63. № 6. P. 868–876.
- Roland J.-C., Mosiniak M., Roland D. Dynamique du positionnement de la cellulose dans les parois des fibres textiles du lin (*Linum usitatissimum*) // *Acta Bot. Gallica.* 1995. V. 142. P. 463–484.
- Ryser U. Cotton fiber initiation and histodifferentiation // *Cotton fibers. Developmental biology quality improvement, textile processing.* Haworth Pr. Inc., 2001. P. 1–45.
- Sachs T. The induction of fibre differentiation in *Peas* // *Ann. Bot.* 1972. V. 36. P. 189–197.
- Serpe M.D., Muir A.J., Driouich A. Immunolocalization of b-D-glucans, pectins, and arabinogalactan-proteins during intrusive growth and elongation of nonarticulated laticifers in *Asclepias speciosa* Torr. // *Planta.* 2002. V. 215. P. 357–370.
- Tammes T. Der Flachsstengel. Eine statistisch-anatomische. Haarlem: Erven Loosjes, 1907. 285 p.
- Taylor N.G., Scheible W.R., Cutler S. et al. The irregular xylem3 locus of *Arabidopsis* encodes a cellulose synthase required for secondary cell wall synthesis // *Plant Cell.* 1999. V. 11. P. 769–780.
- Tiwari S.C., Wilkins T.A. Cotton (*Gossypium hirsutum*) seed trichomes expand via diffuse growing mechanism // *Can. J. Bot.* 1995. V. 73. P. 746–757.
- Tomlinson P.B. Development of gelatinous (reaction) fibers in stems of *Gnetum gnemon* (Gnetales) // *Amer. J. Bot.* 2003. V. 90. № 7. P. 965–972.
- Tomlinson P.B., Fisher J.B. Development of nonlignified fibers in leaves of *Gnetum gnemon* (Gnetales) // *Ibid.* 2005. V. 92. P. 383–389.
- Uggla C., Mellerowicz E.J., Sundberg B. Indole-3-acetic acid controls cambial growth in scots pine by positional signaling // *Plant Physiol.* 1998. V. 117. P. 113–121.
- van Dam J.E.G., Gorshkova T.A. Plant growth and development: Plant fiber formation, Chapter MS 46 // *Encyclopedia of Applied plant sciences.* Oxford: Academic Press; Elsevier Ltd., 2003. P. 87–96.
- Wloch W., Mazur E., Kojas P. Intensive change of inclination of cambial initials in *Picea abies* (L.) Karst. tumours // *Trees Struct. Function.* 2001. V. 15. № 8. P. 498–502.
- Wloch W., Mazur E., Beltowski M. Formation of spiral grain in the wood of *Pinus sylvestris* L. // *Ibid.* 2002. V. 16. № 4–5. P. 306–312.
- Xu F., Sun R.-C., Lu Q. et al. Comparative study of anatomy and lignin distribution in normal and tension wood of *Salix gordejecii* // *Wood Sci. Tech.* 2005. V. 40. № 5. P. 358–370.
- Yamamoto H., Abe K., Arakawa Y. et al. Role of the gelatinous layer (G-layer) on the origin of the physical properties of the tension wood of *Acer sieboldianum* // *J. Wood Sci.* 2004. V. 50. № 3. P. 197–208.
- Zhong R., Ye Zh.-H. The SAC domain-containing protein gene family in *Arabidopsis* // *Plant Physiol.* 2003. V. 132. P. 544–555.
- Zhong R., Taylor J.J., Ye Zh.-H. Disruption of interfascicular fiber differentiation in an *Arabidopsis* mutant // *Plant Cell.* 1997. V. 9. P. 2159–2170.
- Zhong R., Burk D.H., Ye Zh.-H. Fibers. A model for studying cell differentiation, cell elongation, and cell wall biosynthesis // *Plant Physiol.* 2001. V. 126. P. 477–479.
- Zhong R., Burk D.H., Morrison W.H. III, Ye Zh.-H. A kinesin-like protein is essential for oriented deposition of cellulose

microfibrils and cell wall strength // *Plant Cell*. 2002. V. 14. P. 3101–3117.

Zhong R., Morrison W.H. III, Freshour G.D. et al. Expression of a mutant form of cellulose synthase AtCesA7 causes dominant negative effect on cellulose biosynthesis // *Plant Physiol*. 2003. V. 132. P. 786–795.

Zhong R., Burk D., Morrison W.H. III et al. *Fragile Fiber3*, an *Arabidopsis* gene encoding a type II inositol polyphosphate 5-phosphatase, is required for secondary wall synthesis

and actin organization in fiber cells // *Plant Cell*. 2004. V. 16. P. 3242–3259.

Zhong R., Pena M.J., Zhou G.-K. et al. *Arabidopsis Fragile Fiber8*, which encodes a putative glucuronyltransferase, is essential for normal secondary wall synthesis // *Ibid*. 2005. V. 17. P. 3390–3408.

Zimmermann M.H., Wardrop A.B., Tomlinson P.B. Tention wood in aerial root of *Ficus benjamina* L. // *Wood Sci. Tech*. 1968. V. 2. P. 95–104.

Biogenesis of Plant Fibers

T. E. Chernova and T. A. Gorshkova

*Kazan Institute of Biochemistry and Biophysics, Kazan Center of the Russian Academy of Sciences,
Kazan, letter-box 30, 42011 Russia*

Abstract—The fiber (in terms of plant biology) is an individual cells characterized by spindle shape, length of up to several centimeters, well developed cell wall, and mechanical function. The review summarizes different, sometimes contradictory view points about duration, segregation and mechanisms of realization of individual stages of fiber biogenesis. Initiation and coordinated and intrusive growth are considered, as well as formation of secondary cell wall, including its gelatinous layers, and senescence. Biogenesis of fibers ontogenetically related to various tissues has been analyzed and the data about marker stage-specific characters of these cells. The data summarized in this review willow not only deeper understanding the development of cells with such unique characters, but also interpret the growth mechanisms for much more cell types, in which it is more difficult to identify individual stages of biogenesis than in the sclerenchyme fibers.

Key words: sclerenchyme fibers, intrusive growth, apical growth, diffuse growth, cell wall, gelatinous fibers, *Arabidopsis thaliana*.